ВІДГУК

офіційного опонента, доцента кафедри екології та зоології
ННЦ «Інститут біології та медицини»
Київського національного університету імені тараса Шевченка,
кандидата біологічних наук Станіслава Анатолійовича МЯКУШКА
на дисертаційну роботу Дениса Олександровича ЛАЗАРЄВА
«Види-інтродуценти ссавців у річкових басейнах Лівобережної України: морфологічна мінливість та хорологічний аналіз»,
подану на здобуття наукового ступеня доктора філософії з галузі знань 09 – Біологія за спеціальністю 091 – «Біологія»

Обґрунтування вибору теми дослідження. Сучасні уявлення про загрози біорізноманіттю включають один параметр, де наші знання, на жаль, є мінімальними. Мова йде про загрози з боку чужорідних видів, які, інтегруючись в аборигенні угруповання тварин, обумовлюють їх суттєву трансформацію. Види-інтродуценти є одною із складових більш широкої проблеми – адвентивності, а масштаби цього явища вже давно стали загрозливими. Так, представленість адвентистів серед ссавців, за різними уявленнями, складає від 17 до 20 %, більш того, є всі підстави вважати, що даний показник в подальшому буде збільшуватися.

Причин цьому багато. Серед ключових факторів, які сприяють появі чужорідних видів, слід назвати наступні: порушення екосистем-реципієнтів (або угруповань в таких екосистемах); пригнічення місцевих видів-аналогів (близьких таксономічно або за способом життя); синантропізація та різні форми підтримання популяцій деяких видів з боку людини. Такі фактори значно полегшують проникнення чужорідних видів і, можливо, їх подальшу інтеграцію в аборигенні угруповання. Ми прекрасно розуміємо, що це може супроводжуватися катастрофічними наслідками для місцевої фауни, проте конкретна сукупність подій, їх послідовність і вираженість, часто залишаються невідомими.

В дослідженнях такого напряму зберігають свою важливість і морфологічні критерії, які можуть свідчити про успішність і темпи інтродукції, долю чужорідних популяцій в новому для них середовищі. Діагностика стану популяцій інтродуцентів за морфологічними (краніометричними) ознаками має дуже важливе значення. В екології тварин відоме явище «зміщення (зсуву) ознак», яке дає можливість близьким видам, екологічні ніші яких значною мірою перекриваються,

певною мірою знизити негативні наслідки міжвидової конкуренції. Найчастіше нам для спостереження доступні вже кінцеві результати такого явища. Проте не можна виключати, що іноді у поле нашого зору потрапляють початкові етапи процесу зміщення ознак, коли відмінності між ними ще не дуже значні. Іншими словами, ми спостерігаємо процес у його розгортанні. Це обумовлює, крім практичного значення, також великий теоретичний інтерес, оскільки розширює наші знання у галузі фундаментальної екології. Саме тому, на наш погляд, обґрунтування теми дослідження та його актуальність не викликає жодних сумнівів.

Оцінка змісту дисертації. Дисертація складається зі вступу, 6-ти розділів, загальних висновків, списку літератури (з окремим показом власних праць і здобутків) і шести додатків. Дисертаційна робота викладена на 196 сторінках (основна частина – 134 сторінки), список використаних джерел містить 230 посилань. Текст дисертації містить 39 рисунків та 14 таблиць.

У вступі здобувач обґрунтував вибір теми й наукового спрямування дослідження, чітко сформулював мету і завдання, окреслив наукову новизну і практичне значення своєї роботи.

Розділ 1 являє собою не стільки огляд, скільки аналіз літературних джерел з даного напрямку. Таку аналітичну спрямованість змісту розділу слід віднести до позитивних рис роботи. Аналіз літератури здійснений за кількома векторами: від характеристики загальної проблеми інтродукції окремих видів ссавців до огляду специфіки конкретних популяцій та їх біотопічної приуроченості. Такий підхід буквально на перших сторінках дисертації свідчить, що автор намагається знайти комплексне вирішення проблеми, охопити її цілісність, а не розкладати на складові. Думаю, зміст і структура першого розділу не викликає заперечень і не потребує спеціального критичного розгляду.

Розділ 2 чітко характеризує методи проведення досліджень, дає уявлення про об'єм самостійно здобутого матеріалу, як з відкритих інформаційних джерел, так і запозиченого із музеїв різних установ. Тут же наведені головні особливості процедури краніометричних вимірів і ознак ссавців. Принциповим є те, що використаний у дослідженні об'єм вибірок є достатнім для того, щоб вважати їх репрезентативними. Сукупність статистичних методів, які застосовуються у цій роботі, з одного боку, є канонічними і доволі простими, а з іншого боку, цілком і повністю адекватні поставленим задачам і виявилися достатніми для проведення необхідного аналізу. Вважаю це ознакою «вищого пілотажу», коли розв'язання складних задач забезпечується простими методами.

У розділі 3 автор висвітлює основні положення своєї дисертаційної роботи в галузі хорології. Тут вперше чітко викреслюється видова специфіка інтродуцентів, відмінності їх біотопічної приуроченості та параметрів, що впливають на поширення.

Так, аналіз поширення *Myocastor coypus* засвідчив адаптацію виду до умов України, що зумовлено потеплінням клімату та м'якими зимами. Водночас поширення обмежується впливом кліматичних градієнтів: найменше реєстрацій або їхня відсутність фіксується у регіонах з низькими зимовими температурами, малим рівнем опадів або високими літніми температурами. Важливим чинником поширення виду є антропогенний вплив, зокрема підгодівля та створення штучних сховищ. Щодо *Ondatra zibethicus* встановлено, що критичне зниження чисельності спостерігається у водоймах зі змінним гідрологічним режимом. У південних регіонах популяції *O. zibethicus* залишаються малочисельними через посушливий клімат. Натомість у заплавах зберігаються стабільні угруповання, хоча локальні зникнення виду фіксуються внаслідок забудови, осушення водойм і дератизаційних заходів. *Neogale vison* демонструє тісну залежність ареалу від річкових систем і місць колишнього кліткового розведення. Поширення *Nyctereutes procyonoides* зумовлюється переважно природною зональністю, але встановлено, що вид уникає гірських регіонів.

Значна частина роботи стосується екологічних преференцій різних видів і аналізу багаторічної динаміки чисельності як на території всієї України, так і в її лівобережній частині. Звертає на себе увагу той факт, що в багаторічній динаміці чисельності у популяції кожного виду наявна своя специфіка, проте не було помічено вираженої характерної циклічності. Це певною мірою відрізняється від багатьох інших досліджень, в яких вдавалося виявити виражені коливання чисельності популяцій. Важко сказати про причину даного явища, проте можна припустити, що не останню роль у цьому могла зіграти антропогенна трансформація середовища. Було б цікавим співвіднести наявність (відсутність) циклічних коливань чисельності популяцій досліджуваних видів з масштабами перетворення біотопів. Зрозуміло, що це потребує спеціальних досліджень, проте до задач даної роботи це питання не входило.

В основі Розділу 4 знаходяться результати морфологічної частини досліджень. На основі краніологічного аналізу встановлено морфологічну мінливість популяцій в межах Лівобережної України. Через нестачу матеріалу повноцінний аналіз *M. coypus* не проведено, натомість докладно вивчено варіабельність *O. zibethicus*, *N. vison* та *N. procyonoides*. Виявлено регіональні

відмінності черепної морфології, зумовлені типами біотопів, гідрологічним режимом, розмірами водойм і кормовою базою. У *O. zibethicus*, зокрема, встановлено найменші розміри черепа в популяції басейну Сіверського Дінця. Показано, що ізоляція осередків існування, ефект засновника та шлях формування популяцій (експансія чи вторинна інтродукція), суттєво впливають на морфологічну диференціацію.

Важливою частиною дослідження є аналіз гільдійної структури (Розділ 5), зокрема на основі розмірних ознак. Показано, що досліджені види ссавців-інтродуцентів разом з аборигенними видами фауни України формують три гільдії: арвіколідну, канідну, мустелідну. У складі арвіколідної гільдії інтродуценти *M. coypus* та *O. zibethicus* «зайняли» великі вільні ніші між двома місцевими видами – *Arvicola amphibius* та *Castor fiber*, не конкуруючи безпосередньо з аборигенами. У складі мустелідної гільдії інтродуцент – *N. vison* – швидко опанував штучні водойми, що спричинило зниження популяцій аборигенної норки (*Mustela lutreola*). Канідна гільдія, що включає місцевих хижаків – *Canis lupus*, *Vulpes vulpes*, а також інтродуцентіа – *N. procyonoides* та інвайдера *Canis aureus*. Ці види чітко розподілилися по екологічних нішах, уникнувши перекриття і сильної конкуренції.

Майже в кінці дисертаційної роботи автор намагається розв'язати складні та неоднозначні питання про мінливість краніометричних ознак, екологічні ніші та конкурентні відношення. Ідеї, які висловлює автор, безперечно є цікавими та оригінальними, проте не позбавленими деяких логічних дисонансів і дискусійних припущень. Про це буде зазначено нижче.

Висновки достатньо повно й послідовно відображають виконання тих завдань, які сформульовано у постановчій частині дисертації. Вони у сукупності вказують на те, що здобувач загалом досягнув поставленої мети. Список використаних джерел охоплює сучасні друковані праці вітчизняних і зарубіжних дослідників і свідчить, що здобувач глибоко занурений у тематику, знайомий з арсеналом світових і національних здобутків наукової думки та вміло використовує у своїх дослідженнях. Отже, дисертація Дениса Олександровича Лазарєва є завершеною науковою працею, яка за змістом і оформленням відповідає вимогам «Порядку присудження наукового ступеня доктора філософії» (Постанова Кабінету Міністрів України від 12.01 2022 р. № 44) та наказу Міністерства освіти і науки України від 12.01.2017 р. № 40 «Про затвердження вимог до оформлення дисертації».

Зв'язок дисертаційної роботи з науковими програмами, планами, темами, грантами. Як зазначено у вступній частині дисертаційного рукопису,

робота була виконана у відділі фауни та систематики хребетних Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України та в рамках відомчих тем: відділу музеології Національного науково-природничого музею НАН № 0121U100527 «Наукові фондові колекції та експозиція природничих музеїв як джерело вивчення формування, історії розвитку та змін біотичного різноманіття в умовах війни в Україні; музейна-педагогічна діяльність наукових музеїв та її значення у воєнний час» та відділу зоології Національного науково-природничого музею НАН України № III-7-15 «Фауністичні зміни та екоморфологічні адаптації в модельних групах хребетних і безхребетних тварини України та деяких інших територій Євразії».

Ступінь обґрунтованості наукових положень, висновків і рекомендацій, сформульованих у дисертації. Достовірність та обґрунтованість наукових положень і правомірність використання методів не викликають питань. Даний факт забезпечений: вибором адекватних методів дослідження краніометричного матеріалу; застосуванням адекватних статистичних методів; репрезентативними вибірками. Основні положення і висновки є логічними, експериментально обґрунтованими і суттєво розширюють наявні уявлення про види інтродуценти, їх екологічні преференції, чисельність популяції і роль в аборигенних угрупованнях дрібних ссавців.

Основні наукові результати, отримані здобувачем, та їх наукова новизна. Наукова новизна наведених у роботи результатів полягає у наступному: вперше проведено комплексний аналіз поширення 4-х видів інтродукованих ссавців в межах Лівобережної України; встановлено динаміку чисельності та фактори впливу на хорологію досліджених видів. Для України вперше здійснено порівняльний аналіз краніологічних зразків *O. zibethicus*, *N. vison* та *N. procyonoides* з різних регіонів за допомогою методів геометричної морфометрії, що виявило відмінності у розмірах та формі між віддаленими популяціями, а також між тваринами з регіону дослідження та території природного поширення виду (на прикладі *N. procyonoides*). Для *M. coypus* та *N. vison* уперше проведено комплексний аналіз розмірних ознак черепів з території регіону дослідження.

Практичне значення одержаних результатів. Результати можуть бути використані для вдосконалення методики моніторингу інтродукованих видів ссавців. Матеріали дисертаційної роботи можуть слугувати базою для подальшої оцінки сучасного стану фауни інтродукованих ссавців. Робота надає важливі дані щодо динаміки популяцій, морфологічної мінливості та оцінки факторів, що впливають на них.

Матеріали дослідження можуть бути застосовані під час викладання навчальних дисциплін біологічного та екологічного спрямування, таких як

«Екологія», «Зоологія». Зразки зібрані або перевизначені автором зберігаються в колекції відділу зоології Національного науково-природничого музею НАНУ.

Дискусійні положення та зауваження до змісту дисертації.

1. Доволі спірними виглядають деякі положення автора в плані оцінювання наслідків інтродукції різних видів. Не дуже зрозуміло, що є критерієм для надання подібної оцінки: розширення площ місцемешкань популяцій інтродуцентів чи їх чисельність. Стверджується, що всі види демонструють експансію, проте це далеко не завжди супроводжується збільшенням чисельності. Дійсно, найбільш простим і очевидним варіантом є такий, коли зростання чисельності обумовлює просторову експансію. Проте не можна відкидати й інший варіант: розселення, яке відбувається на фоні низької (або у процесі зниження) чисельності. Навряд чи можна популяції усіх досліджуваних видів «стригти під одну гребінку» і стверджувати, шо всі вони благополучні та демонструють прогрес, можливо деякі балансують на межі зникнення на конкретній території.
2. Варіанти динаміки чисельності, наведені у п. 1 Висновків, також є дискусійними. Принаймні графіки, наведені у тексті роботи, навряд чи можна так однозначно трактувати, як це робить автор. Да і сам критерій – кількість зустрічей особин на рік – є недосконалим.
3. Певним упущенням автора можна вважати те, шо аналіз процесів розселення інтродукованих видів відбувається без врахування таких параметрів як давність (час) інтродукції та інші «стартові умови». Окремі види потрапили в Україну в різні роки і у різній кількості. Крім того, здійснювалася добича деяких видів, тобто особини вилучалися в процесі промислового полювання. Відомо, що в 50-60-і роки XX ст. добували 5-7 тис. особин *N. procyonoides* щороку, тобто у масштабах, можливо сумірних з поточною чисельністю. Такі фактори не могли не позначитися на темпах інтродукції, проте цьому уваги не надається.
4. Не можу повністю погодитися з думками автора прó індикаційне значення інтродуцентів. Постає питання: індикаторами чого пропонується розглядати популяції інтродуцентів? Кліматичних змін, антропогенного навантаження, стану середовища у широкому розумінні? З такою метою доцільніше використовувати аборигенні види. Адвентивні види, на відміну від них, додатково вирішують свої специфічні задачі, пов'язані з інтеграцією в місцеві угруповання і т. п. Якщо мова йде про причинно-наслідкові зв'язки між параметрами середовища, а також чисельністю і темпами інтродукції, то такими залежностями характеризуються будь-які популяції, що, між тим, не робить їх індикаторами.

5. Морфологічна частина роботи виглядає доволі потужною, в результаті краніологічного аналізу отримані достовірні результати. Проте оскільки мова йде про розмірні параметри, на них суттєво впливає вік і стать особин, черепи яких потрапили у вибірку. Різна представленість статево-вікових груп особин у вибірках може викривити реальну ситуацію щодо змін черепів і, відповідно, знецінити висновки. Також відомо, що у музейних колекціях часто зберігається матеріал, здобутий доволі давно. При усій його цінності, незрозуміло наскільки він відповідає сучасному стану справ в плані мінливості.
6. Ні в якому разі не заперечуючи критерії біологічного прогресу О.М. Сєверцова, на які посилається автор (стор. 145-146), не можу повністю погодитись, що підвищення морфологічної мінливості в даних випадках є однозначною ознакою прогресу. Оскільки мова йде про чужорідні види, не виключено, що збільшення або зменшення їх внутрішньовидової мінливості можуть бути обумовлені специфічними причинами – ефектом засновника, явищем «зсуву ознак» у новому середовищі і т. д.
7. Оригінальними і дуже цікавими виглядають думки автора про гільдії, екологічну нішу та конкуренцію. Проте дані даного розділу ставлять більше питань, ніж вирішують. Чи обов'язково вселення нового виду супроводжується конкуренцією? У разі відсутності дефіциту спільних ресурсів і наявності так званих «вакансій» – думаю, не обов'язково. Якщо конкуренція виражена, то її наслідки, скоріше за все, будуть асиметричними, що ще більше ускладнює ситуацію. Як інтродукція у разі конкуренції впливає на «зсув ознак», на діапазон їх мінливості (зменшує чи збільшує)? Кожен вид інтегрується в угруповання своїм шляхом, але чи виражені загальні закономірності, наприклад, пригніченість близького виду-аборигену, антропогенні порушення екосистеми? Ці думки підспудно виникають, коли читаєш роботу, проте відповіді на них відсутні. Це не дивно, оскільки одного краніометричного аналізу для розв'язання таких питань явно недостатньо.
8. Іноді у тексті зустрічаються помилки або невдалі вирази. Наприклад, «…О. М. Северцов…» (треба О. М. Сєверцов) (с. 145), «…широко поширилися…» (с. 149), «… освоїв…» (треба опанував або щось схоже за змістом) (с. 139).

Наведені зауваження не знижують наукової цінності дисертації, а мають характер моїх особистих міркувань у даному напрямку.

Загальний висновок. Дисертаційна робота здобувача Дениса Олександровича ЛАЗАРЄВА «Види-інтродуценти ссавців у річкових басейнах Лівобережної України: морфологічна мінливість та хорологічний аналіз», подана на здобуття наукового ступеня доктора філософії з галузі знань 09 − Біологія за спеціальністю 091 – Біологія, є оригінальною та актуальною науковою роботою,

яка повністю підкріплена емпіричним фактичним матеріалом, який раніше не використовувався з такою метою.

Результати дослідження отримані автором самостійно, вони апробовані у належних виданнях фахових журналів та оприлюднено на міжнародних і загальнонаціональних форумах. У дисертації вирішено низку наукових проблем: досліджено сучасне поширення видів інтродуцентів Лівобережної України, встановлено динаміку чисельності та фактори впливу на хорологію видів, здійснено порівняльний аналіз краніологічних зразків, що розширює наукові уявлення про морфологічну мінливість. Це дослідження сприятиме прогресу у системі сучасних уявлень про адвентивні елементи фауни, що є важливим для організації природоохоронних заходів. Зазначені здобутки є вагомою підставою для присудження здобувачу Денису Олександровичу ЛАЗАРЄВУ наукового ступеня доктора філософії з галузі знань 09 – Біологія за спеціальністю 091 – Біологія.

26.09.2025

Офіційний опонент,
доцент кафедри екології та зоології
ННЦ «Інститут біології та медицини»
Київського національного університету
імені Тараса Шевченка,
кандидат біологічних наук

Станіслав МЯКУШКО

Підпис С.А. Мякушка засвідчую.

Заступник директора
ННЦ «Інститут біології та медицини»

/ Євдокія РЕШЕТНІК

відгук офіційного опонента Єсипенко - наріїшов в електронній формі

/ Єсипенко /